REMARQUES CRITIQUES

SUR LA

PHYLOGÉNIE ET LA DIVISION SYSTÉMATIQUE DES TERMITIDES

(RÉPONSE A M. WASMANN)

par **J. Desneux.**

Dans ce numéro même des Annales de la Société Ent. de Belgique, p. 370, M. E. Wasmann, S. J., fait paraître quelques mots de critique au sujet de ma récente note sur la phylogénie des Termites (1) et insiste ensuite sur la divergence de vues qui nous sépare au sujet de la valeur du Soldat en classification.

M. Wasmann déplore que j'aie « oublié » de citer son allégation au sujet de l'affinité du genre *Mastotermes* avec les Blattides et semble vouloir faire croire que j'ai usurpé ses idées.

Je concéderai volontiers à M. Wasmann qu'il a « allégué » avant moi — en trois lignes — « l'affinité du genre *Mastotermes* avec les Blattides », mais je lui ferai remarquer qu'il semble ignorer que longtemps avant lui M. Froggatt lui-même avait déjà rapproché *Calotermes* et en particulier *Mastotermes* des Blattides (Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, 1896, p. 511).

Alors que M. Froggatt essayait de motiver son rapprochement, M. Wasmann se contente de nous dire, en passant, *qu'il lui semble* que par sa « nervation alaire » (?), *Mastotermes* se rattache aux PALÆOBLATTIDES (2), sans donner donc le moindre semblant de preuve à l'appui de cette affirmation.

Evidemment une discussion sur une chose aussi futile ne présente pas le moindre intérêt scientifique; et je n'aurais rien répondu à M. Wasmann s'il ne m'attribuait ABSOLUMENT A TORT d'avoir « bien confirmé la vérité » de son assertion, car s'il avait lu un peu attentivement mon texte, il eût sans doute vu que page 282 je dis *précisément le contraire :* « ... la très grande réduction de la sous-costale de l'aile antérieure l'ÉLOIGNE (*Mastotermes*) des PALÆOBLATTIDES, chez lesquels cette nervure est toujours très importante, le rapprochant plutôt de certaines Blattes actuelles ».

M. Wasmann a malheursement oublié de lire ces lignes qui sont la réfutation même de son allégation !

En effet, un rapprochement avec les Palæoblattides ne peut s'ex-

(1) A propos de la phylogénie des Termitides, Ann. Soc. Ent. Belg., 1904, pp. 278-286.

(2) « Die fossilen Paläoblattinen der paläozoischen Formationsgruppe », comme dit M. Wasmann. Zool. Jahrb. Syst., Bd. XVII, Heft 1, p. 138.

pliquer que par une compréhension absolument fausse de la nervation alaire des animaux en question (1).

Que signifiaient, en définitive, les quelques mots de M. Wasmann? Ou bien M. Wasmann était d'avis que les Termites dérivaient des Blattides, et alors il a eu tort de ne pas émettre clairement et de ne pas démontrer scientifiquement cette opinion toute nouvelle pour l'époque (2); ou bien il partageait l'opinion courante que l'homonomie des ailes des Termites était primitive, et alors il est clair que *Mastotermes* avec ses ailes très dissemblables, n'était évidemment pas le « ältesten Typus der noch lebenden Termiten », mais tout au contraire le « *hochgradigst specialisiert* » de tous!

Ceci dit, au surplus, en se rappelant que M. Wasmann ne faisait que prononcer le mot « Flugelgeäder » sans en donner la moindre description, ce qui supposait évidemment que la description originale de Froggatt était exacte.

Qu'on veuille bien remarquer à ce sujet, que pour faire de *Mastotermes* le plus primitif des Termites, je ne me base pas simplement sur la nervation alaire — que cependant je décris en détail, en signalant des caractères *très importants* et *inconnus* — mais que j'ai recours aux autres caractères, dont celui des *tarses* est décisif.

En résumé, mon travail ayant pour but, en faisant connaître des caractères extraordinaires et insoupçonnés que j'avais découverts, d'établir définitivement l'*origine blattoïde* des Termites, je n'ai pas cru devoir reproduire de vagues allégations d'affinité, qui n'eussent pu qu'encombrer mon texte, sans le moindre intérêt pour la question (3).

(1) Sans doute, le caractère blattoïde de *Mastotermes* est très net, mais c'est à coup sûr une forme déjà *très spécialisée*, qu'il serait vraiment fantaisiste de vouloir rapprocher d'un groupe à caractère relativement aussi primitif que les Palæoblattides!

En réalité — et cela est hors de doute — les Termites sont un rameau *relativement récent* des Blattoïdes, « ein hochspecialisierter *junger* Seitenzweig der Blattoïden » (Handlirsch). Il est important de rappeler à ce sujet, que les nombreux débris fossiles décrits sous les noms de « Termites paléozoïques ou mésozoïques » n'ont aucun rapport avec ces animaux.

(2) On sait, en effet, que cette opinion a été émise pour la première fois par Handlirsch en 1903.

(3) Puisqu'il s'agit d'erreurs, j'en signalerai encore deux à M. Wasmann qui se trouvent sur cette même page 138 de son travail cité plus haut (p. 372, note 2). Selon M. Wasmann, « Die Gattung *Acanthotermes* Sjöst. (ist in Ostindien) durch 1 Art (vertreten) *planus* Hav. » Cela est absolument inexact : *Termes planus* Haviland — qui d'ailleurs est probablement synonyme de *T. umbilicatus* Hagen — est une forme très curieuse, mais *sensiblement* différente des *Acanthotermes* de Sjöstedt. Je connais *T. planus* et je connais *tous* les *Acanthotermes* décrits, et je puis affirmer catégoriquement que ce sont là deux groupes évolués très différemment qui ne pourraient en aucune façon être réunis, pas plus d'après le Soldat que d'après l'Imago. *T. planus* doit former au moins un sous-genre de

Ensuite, à propos d'une note synonymique que j'ai publiée récemment (1), M. Wasmann revient sur la question — intéressante celle-là — de valeur du Soldat en classification. Il déclare dénuée de tout fondement mon affirmation — pour moi indiscutable — que la « classification » basée sur le Soldat ne correspond pas toujours à celle basée sur les individus sexués.

Je m'étais promis de revenir en détail sur cette question, M. Wasmann m'en donne l'occasion.

Mon honorable contradicteur, qui déclare posséder une grande collection de Termites, ne connaît, dit-il, pas un seul cas où le Soldat doive être rangé dans un genre différent de celui exigé par l'Imago; il a au contraire été confirmé dans son opinion « que la division systématique du genre *Termes* à l'aide des Soldats est tout à fait nécessaire ».

Je ne demanderais pas mieux que de me ranger à l'avis de M. Wasmann, mais je ne puis cependant pas supprimer les espèces qui contredisent formellement sa théorie, et je ne puis loyalement non plus les ignorer! Car je possède aussi une grande collection de Termites du globe entier, et, contrairement à l'opinion « prouvée » de M. Wasmann, j'ai rencontré des cas où le Soldat fait indiscutablement ranger l'espèce envisagée dans un « genre » différent de celui exigé par l'Imago!

J'en citerai un particulièrement suggestif puisqu'il réfute *dans son argumentation même,* une affirmation « prouvée » de M. Wasmann.

Dans une note (2) sur laquelle je reviendrai plus bas, M. Wasmann disait :

Termes, que je propose d'appeler Termitogeton nov. subgen. M. Wasmann dit aussi que le « genre » *Glyptotermes* Frogg. n'est pas représenté en Asie : il oublie que sur les six *Calotermes* de Bornéo décrits par Haviland, trois au moins appartiendraient à cette coupe si elle était valable (*C. dentatus*, *brevicaudatus*, *borneensis*).

Enfin, il est encore un point sur lequel je dois attirer l'attention, car il a son importance : M. Wasmann confondrait-il les *cerci* avec les « *papilles abdominales* »? (!) Dans sa description de l'*Eutermes Heimi* (Zool. Jahrb., p. 135), il dit du Soldat de cette espèce : « Abdominal papillen deutlich, spitz kegelförmig »; j'ai reçu de l'auteur lui-même cette espèce et j'ai eu beau me torturer les yeux, il m'a été impossible de découvrir même des traces de « papilles abdominales » alors que les cerci sont distincts. De même pour *Eut. biformis* Wasm., que je dois à l'amabilité de M. W. Horn.

Les « *abdominal papillæ* » de Haviland sont les « *appendices anales* » de Hagen, c'est-à-dire les appendices génitaux ou « *styli* » en langage plus scientifique : ce sont deux petits appendices effilés, rapprochés l'un de l'autre et que présente souvent le bord postérieur du 9e sternite des Termites ♂ ou neutres (dans le genre *Hodotermes* seul, la ♀ en présente aussi) mais qui très souvent ont disparu complètement. Les cerci — faut-il le dire? — sont tout autre chose (« *appendices abdominales* » de Hagen) et ne manquent jamais.

(1) Ann. Soc. Ent. Belg., 1904, p. 149.

(2) Biologisches Centralblatt, 1902, pp. 713-716.

« Die Gattung *Capritermes* Wasm., kommt auf Madagascar, in Westafrika, Ostindien und Südamerika vor; und zwar hat sie überall nicht bloss eine äusserst ähnliche Soldatenform, sondern auch eine *entsprechend ähnliche* Imagoform und Arbeiterform. *Dasselbe gilt auch für die Gattung Coptotermes Wasm. in Afrika, Ostindien und Brasilien* », etc.

Ce genre *Coptotermes* est basé sur une forme de Soldat très caractéristique ayant notamment une vaste ouverture frontale, et comme le dit M. Wasmann, on trouve de tels Soldats en Afrique (*lateralis* Wlk.), en Asie orientale (*travians* Hav., *Gestroi* Wasm.), au Brésil (*marabitanas* Hag., *testaceus* L.), et ils se ressemblent extrêmement.

Malheureusement, M. Wasmann se trompe encore une fois quand il dit que les Imagines de toutes ces espèces sont également « entsprechend ähnlich ».

Il est certes exact, j'en conviens volontiers, que les Imagines de *C. travians*, *Gestroi*, *marabitanas* et *testaceus* se ressemblent beaucoup et forment un groupe naturel caractérisé, mais la seule espèce d'Afrique dont l'Imago soit connue en même temps que le Soldat, ne peut rentrer dans ce groupe! Que l'on compare les individus sexués de *C. marabitanas*, par exemple, avec ceux de *T. lateralis*, leurs Soldats étant — c'est entendu — très semblables, et l'on verra que, d'une part, *Coptotermes* est constamment caractérisé par des antennes de 19-20 articles, les écailles des ailes antérieures très grandes, recouvrant la base des postérieures, le bord postérieur du méso- et celui du métathorax à peine concaves, etc. — tous caractères d'importance bien certaine; — d'autre part, *T. lateralis* a des antennes de 15 articles, des écailles antérieures petites, dépassant à peine la moitié du mésothorax, le bord postérieur du méso- et celui du métathorax fortement échancrés, etc., on reconnaîtra que « raisonnablement » il est tout à fait *impossible* de rattacher directement cette forme aux *Coptotermes*, quoi qu'en affirme implicitement M. Wasmann.

Veut-on un autre exemple? L'Imago d'*Eutermes arboricola* Sjöst. (1) est *très voisine* de celle d'*Eut. capricornis* Wasm., les différences étant *tout juste* spécifiques..., eh bien! ces deux espèces qui devraient donc d'après l'Imago « raisonnablement » faire partie du même genre, ont des Soldats *tout différents!*

Je connais d'autres exemples que je citerai à M. Wasmann s'il le désire, et voilà pourquoi j'ai pu croire — et je crois encore — que mon opinion, énoncée plus haut, au sujet de la classification, était *absolument indiscutable.*

(1) Je dois communication de cette espèce ainsi que de *T. lateralis*, à mon excellent collègue M. Sjöstedt, de Stockholm, que je tiens à remercier ici tout particulièrement.

Si l'on veut se donner la peine de relire mon texte et celui de M. Wasmann, on remarquera que mon contradicteur ne dit rien de la seconde partie de mon affirmation, tout aussi importante que la première cependant : « ... tantôt l'Imago pouvant indifféremment se rapporter à plusieurs genres distincts selon les Soldats ».

M. Wasmann n'en dit mot et pour cause, car il est clair qu'il n'y a pas la moindre différence générique ou sous-générique entre les individus sexués des « genres » *Eutermes, Armitermes, Mirotermes, Spinitermes,* etc., etc., alors que leurs Soldats *considérés seuls* sont parfois très distincts.

Sans nul doute cette partie de mon affirmation a autant de valeur que la première, car en supposant même qu'on puisse *toujours* faire correspondre à des coupes établies sur le Soldat, des coupes basées sur l'Imago et dont les limites, quoique beaucoup moins tranchées, soient cependant *naturelles*, on ne saurait donner à ces coupes qu'une simple valeur de *groupes naturels*, mais à aucun prix il ne serait permis d'en faire des genres ou des sous-genres, tant les différences entre les groupes d'Imagines seraient faibles, *étant purement spécifiques dans la plupart des cas.*

Si M. Silvestri, qui a, en effet, bien étudié les Termites sud-américains, a suivi le même sentier que M. Wasmann, M. Sjöstedt, qui a très bien étudié les Termites africains, a refusé de suivre ce sentier, et moi non plus je ne puis le suivre!

Quant à l'affirmation de Haviland que j'avais invoquée en ma faveur, elle garde *toute sa valeur* malgré ce que M. Wasmann en dit.

Que M. Haviland ait déclaré que s'il avait connu le travail de M. Wasmann il aurait arrangé d'une autre façon ses groupements du genre *Termes,* c'est une chose *simplement logique,* mais cela ne veut nullement dire — et c'est là le point important — qu'il aurait adopté les « sous-genres » de M. Wasmann.

M. Haviland a écrit lui-même, avec beaucoup de raison, à propos de ses « sections » : « ... these (the groups) I have attempted to define; but *more material* and further examination *will alter the definitions and limits I have given* » (1).

Il est certes très malheureux pour la science que M. Haviland soit mort; mais malgré son absence, son opinion ne pourra jamais prêter à équivoque ; elle n'est, d'ailleurs, que la simple constatation d'un *fait.*

J'en viens maintenant à parler de l'article du « Biologisches Centralblatt », 1902, pp. 713-716, où M. Wasmann a exposé — mais nullement « prouvé » comme il le croit — « son opinion sur la valeur générique ou sous-générique des diverses formes des Soldats de *Termes* et *Eutermes* ».

(1) Journ. Linn. Soc. London, vol. 26, 1898, p. 359.

Nous allons voir si réellement mes « raisons alléguées en 1904 avaient déjà été réfutées en 1902 ».

Laissant de côté les points s'adressant personnellement à M. Sjöstedt, notamment la question de la division du genre *Termes* sensu Hagen en *Termes* et *Eutermes*, j'aborde les points où M. Wasmann expose ses « arguments ».

Selon M. Wasmann (*loc. cit.*, p. 715), « Die Soldatenform ist die hochgradigst spezialisierte Kaste im Termitenstaate; man könnte sie sogar, da ihr eine mit Kopfmaske versehene Larvenform vorhergeht, die dem Nymphenstadium des *Imago* entspricht, als eine *sekundäre Imagoform* bezeichnen. Daher ist sie zur Bildung von generischen oder subgenerischen Unterabteilung besonders geeignet ».

Que le Soldat soit la caste la plus spécialisée, nul ne le conteste; qu'on « *puisse* », parce qu'on le désire, considérer le Soldat comme une forme imaginale secondaire, c'est possible; mais qu'on *doive scientifiquement* la considérer comme telle, c'est absolument inadmissible :

Le Soldat est certainement une forme définitive qui après un certain nombre de mues ne changera plus; mais, comme il ressort des observations de Grassi (1), ce n'est qu'une *larve* dont le développement normal a été arrêté (2), peut-être sous l'action de la nourriture. Les modifications morphologiques consécutives que présente cette larve n'ont rien de commun avec le développement d'une nymphe en Imago.

La larve ou « Kopfmaske » de M. Wasmann ne « correspond » en aucune façon au stade nymphal de l'Imago; ce sont deux choses que l'on ne peut comparer, et l'on *doit* scientifiquement considérer le Soldat comme une forme *larvaire*. On en déduit naturellement que cette forme n'est pas du tout désignée pour la division générique et sous-générique.

Le second et capital argument de M. Wasmann c'est que : « Die Soldatenform ist nicht bloss eine biologische Anpassungsform, sondern sie bringt auch *die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse* zum Ausdruck ».

Sa démonstration — je l'ai réfutée plus haut — consiste à dire que dans les différentes parties du monde les Soldats très semblables présentent toujours des Imagines très semblables. Que le Soldat soit ou ne soit pas une *simple* forme d'adaptation biologique, c'est une question qui ne peut être résolue en trois mots et dont nous ne

(1) Quart. Journ. Microscop. Science, vol. 39, pp. 245-315; vol. 40, pp. 1-75.

(2) C'est précisément en cela, comme le remarque Grassi, que les castes stériles des Hyménoptères sociaux sont entièrement différentes de celles des Termites. Cf. aussi à ce sujet : Silvestri, Allgem. Zeitschr. f. Entomologie, 1902, p. 175.

pouvons *rien affirmer* actuellement, les hypothèses émises au sujet de l' « hérédité » chez le Soldat étant au moins douteuses.

En tous cas, j'ai de bonnes raisons — l'expérience de tous les zoologistes — pour croire que la convergence, que M. Wasmann semble négliger, a une importance très grande et nous commande la plus grande prudence en classification.

Du reste il est un mot de M. Wasmann lui-même qui, selon moi, perd complètement sa propre conception : il est d'avis que son procédé est « *praktisch notwendig* » (loc. cit., p. 716).

Or en quoi consiste une « division systématique » sinon en groupements NATURELS se basant rigoureusement sur la phylogénie, la question « *pratique* » ne pouvant *jamais* entrer en ligne de compte?

Voilà pourquoi je considère comme absolument indiscutable mon opinion que le Soldat ne peut servir de base à la *classification naturelle,* et pourquoi, malgré les « réfutations » de M. Wasmann, je la maintiens dans toute son entièreté.